doi:10.13866/j.azr.2019.01.13

水分处理对榆树幼苗不同器官非结构性碳水化合物的影响①

王 凯[1]， 赵成姣[1]， 林婷婷[1]， 于国庆[2]， 孙 菊[3]

(1. 辽宁工程技术大学环境科学与工程学院,辽宁 阜新 123000; 2. 辽宁省风沙地改良利用研究所,辽宁 阜新 123000; 3. 中国科学院沈阳应用生态研究所,辽宁 沈阳 110000)

摘 要: 设置正常供水、轻度、中度和重度干旱处理,分析两年生榆树幼苗不同器官的可溶性糖、淀粉及非结构性碳水化合物(NSC)随处理时间延长(15、30、45 d 和 60 d)的变化特征。结果表明:水分处理 15 d 时,随着干旱程度增加,叶片和细根可溶性糖含量呈下降趋势,叶片淀粉含量在中度和重度干旱处理最低,为(18.35 ± 0.06) mg · g^{-1},茎和粗根可溶性糖含量在重度干旱处理显著低于其他处理。处理 30 d 时,叶片淀粉和 NSC 含量随干旱程度增加呈上升趋势,且叶片淀粉含量在重度干旱处理最高,为(47.83 ± 0.27) mg · g^{-1},茎和粗根淀粉及 NSC 含量在轻度干旱处理下显著低于适宜水分处理。处理 45 d 时,随干旱程度增加,细根可溶性糖/淀粉呈下降趋势,叶片可溶性糖含量、可溶性糖/淀粉和茎淀粉含量在重度干旱处理显著高于其他处理。处理 60 d 时,随着干旱程度增加,叶片和细根可溶性糖/淀粉逐渐增加,粗根可溶性糖、淀粉和 NSC 含量在重度干旱处理显著高于其他处理,并且 NSC 含量达到最大值(68.88 ± 1.01) mg · g^{-1}。以上结果表明,榆树幼苗各器官可溶性糖、淀粉及 NSC 含量随着处理时间延长做出不同的响应,各器官 NSC 下降,并在粗根中积累。这为科尔沁沙地榆树防护林的水分管理提供依据。

关键词: 榆树(*Ulmus pumila* Linn); 幼苗; 器官; 非结构性碳水化合物; 科尔沁沙地

受全球气候变化的影响,未来大部分干旱半干旱地区气温升高、降水减少,水分亏缺已成为制约植物存活生长的关键因素[1]。干旱胁迫会改变植物体内的碳平衡,影响正常的生理代谢功能,导致植物死亡[2]。非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)是植物体内最重要的移动碳库,也是植物生长和代谢的基础物质,主要包括可溶性糖(soluble sugar, SS)和淀粉(starch, St)[3]。SS 是植物重要的渗透调节物质,也是光合作用的主要产物;St 是植物主要的能源储存物质[4],在干旱条件下,两者之间可以互相转化[5]。NSC 含量的大小可以表征应对外界环境胁迫干扰的缓冲能力[6],当植物受干旱胁迫后,在碳供应不足时储存的 NSC 可以作为缓冲物质暂时供给植物生长和代谢所需[5,7]。因此,NSC 及组分的变化特征成为气候变化下植物适应性研究的热点。

干旱胁迫下,不同植物及器官的 NSC 含量变化规律不同,兴安落叶松(*Larix gmelinii* Rupr.)叶 NSC 含量比枝响应更敏感[8],刺槐(*Robinia pseudoacacia* Linn.)茎和粗根中 NSC 含量消耗明显高于其他器官[9],白栎(*Quercus alba* Linn.)和北美鹅掌楸(*Liriodendron tulipifera* Linn.)粗根 NSC 的稳定性强于茎,在维持整株 NSC 水平、缓解干旱胁迫伤害上具有重要作用[10]。可见,植物在不同器官间的碳运输和碳分配彼此联系,以适应环境变化,而 NSC 的变化规律因物种及器官差异表现出差异性和不确定性。因而,研究干旱胁迫下植物各器官间 NSC 及组分的分配格局有助于更全面地揭示植物抗旱机理。

榆树(*Ulmus pumila* Linn.)生长快、寿命长、扎根迅速,具有抗寒、抗旱、抗病等优良特性,是我国干旱半干旱地区营造用材林、防护林以及荒山绿化的重要树种之一[11]。水分是干旱半干旱地区植物存活生长的主要限制因子。以往关于榆树抗旱性研究报道主要集中于根系分布[12]、保护酶活性[13]、渗透调节物质[14]、耗水特性和光合作用变化[15]等方面,关于 NSC 及组分含量变化特征研究相对薄弱;而对榆树干旱胁迫下碳分配过程及碳平衡机制尚不清楚。为此,本研究以榆树幼苗为对象,通过盆栽控水

① 收稿日期: 2018-06-02; 修订日期: 2018-09-20
基金项目: 国家自然科学基金项目(31400613);辽宁省教育厅服务地方项目(LJ2017FBL005)资助
作者简介: 王凯(1981-),男,副教授,博士,研究方向为防护林与生态恢复. E-mail: wangkai_2005@hotmail.com

法设置不同水分处理(适宜水分、轻度、中度和重度干旱处理),在水分处理15、30、45 d和60 d时观测榆树幼苗各器官(叶片、茎、粗根和细根)中SS、St及NSC含量,研究干旱胁迫下不同器官NSC及组分的变化规律,为深入了解榆树抗旱机理、营建榆树防护林及水分管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验在辽宁省风沙地利用改良研究所章古台试验基地(42°42′N,122°32′E)进行。该地区位于科尔沁沙地东南部,平均海拔345 m,属典型的半干旱半湿润大陆性季风气候,气温日变化和季节变化较大,年平均气温6.82 ℃,极端最低气温 −33.4 ℃,极端最高气温43.2 ℃;年降水量400 ~ 550 mm,70%以上集中在夏季,年蒸发量1 200 ~ 1 450 mm;主要造林树种林分表层(0 ~ 20 cm)土壤含水量为5.72% ~ 9.80%,而榆树林的表层土壤含水量为7.73% ~ 9.60%[16];侵蚀性风力集中,瞬间最大风速32 $m \cdot s^{-1}$,每年大于5 $m \cdot s^{-1}$的起沙风达240次之多,无霜期154 d,土壤以风沙土为主,植被属于内蒙古植物区系,以抗旱性较强的沙生植物为主。为防风固沙保护农牧业生产,该区营建了大面积防护林,主要树种有樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv.)、油松(*Pinus tabuliformis* Carr.)、杨树(*Populus* Linn.)、榆树等[17]。

1.2 试验材料与设计

2015年5月上旬在章古台地区从不同榆树母株上采集种子,采种后选取颗粒饱满、大小一致的种子直接播种于章古台苗圃地。于2016年5月选取大小一致的幼苗移栽至花盆中,移栽时幼苗高为(37.76 ± 5.14) cm,茎粗为(0.44 ± 0.08) mm,每盆栽植1棵幼苗,盆直径30 cm,高35 cm,装土17 kg。试验用土取自当地的风沙土,土壤田间持水量为17.52%,pH为6.7,有机质7.79 $g \cdot kg^{-1}$,全氮0.31 $g \cdot kg^{-1}$,全磷0.11 $g \cdot kg^{-1}$,全钾87.19 $g \cdot kg^{-1}$,碱解氮6.01 $mg \cdot kg^{-1}$,速效磷3.58 $mg \cdot kg^{-1}$,速效钾59.33 $mg \cdot kg^{-1}$[17]。待幼苗正常生长后,于7月1日开始进行不同水分梯度处理。根据以往研究[13,15],设置适宜水分(W1)、轻度(W2)、中度(W3)和重度(W4)干旱处理,分别为田间持水量的80%以上、60% ~ 55%、50% ~ 45%和40% ~ 35%。每个处理16盆幼苗,共计64盆。所有花盆置于可移动防雨棚中,下雨时遮上防雨棚,晴天时打开处于自然环境。根据土壤田间持水量和花盆内土重,计算出W1处理称重范围为20.252 kg以上;W2处理称重范围为19.369 ~ 19.545 kg;W3处理称重范围为19.015 ~ 19.192 kg;W4处理称重范围为18.662 ~ 18.834 kg。然后利用称重法监测各处理土壤含水量,每天18:00对花盆称重,并按各处理土壤水分要求进行人工补水,浇水时均匀缓慢灌溉,使水分逐渐渗入土壤中,以保持各处理所设定的土壤含水量能够被植物充分利用[18]。

1.3 指标测定

试验开始后分别于2016年7月15日、7月30日、8月14日和8月29日进行取样,共取样4次,每次不同处理分别随机选取4盆幼苗,即4个重复。将幼苗从花盆中完整取出,用保鲜膜包好根系防止失水,迅速带回实验室。将幼苗分为叶片、茎、粗根(直径 > 2 mm)和细根(直径 < 2 mm)4个部分,在烘箱120 ℃下杀青30 min后,80 ℃下烘干至恒量,粉碎过筛后作NSC含量分析。本研究将NSC定义为可溶性糖(葡萄糖、蔗糖、果糖等)和淀粉的总和[19],不同器官可溶性糖和淀粉含量采用改进的苯酚浓硫酸法[20]进行测定。

1.4 数据处理

运用SPSS 20.0软件对数据进行统计分析。用双因素方差分析(two-way ANOVA)检验不同水分处理水平和时间及其耦合效应对榆树幼苗SS、St和NSC含量及SS/St的影响,运用Duncan检验法对不同水分处理水平各器官间SS、St、NSC含量及SS/St的差异进行多重比较($\alpha = 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 榆树幼苗叶片非结构性碳水化合物对不同水分处理的响应

水分处理水平和处理时间对榆树幼苗叶片SS、St和NSC含量及SS/St均具有显著的交互作用(表1)。处理15 d时,叶片SS、St和NSC含量随着干旱程度增加呈下降趋势,W1处理的SS/St与其他处理无显著差异。处理30 d时,随着干旱程度增加,SS含量和SS/St逐渐降低;St和NSC含量逐渐增加。

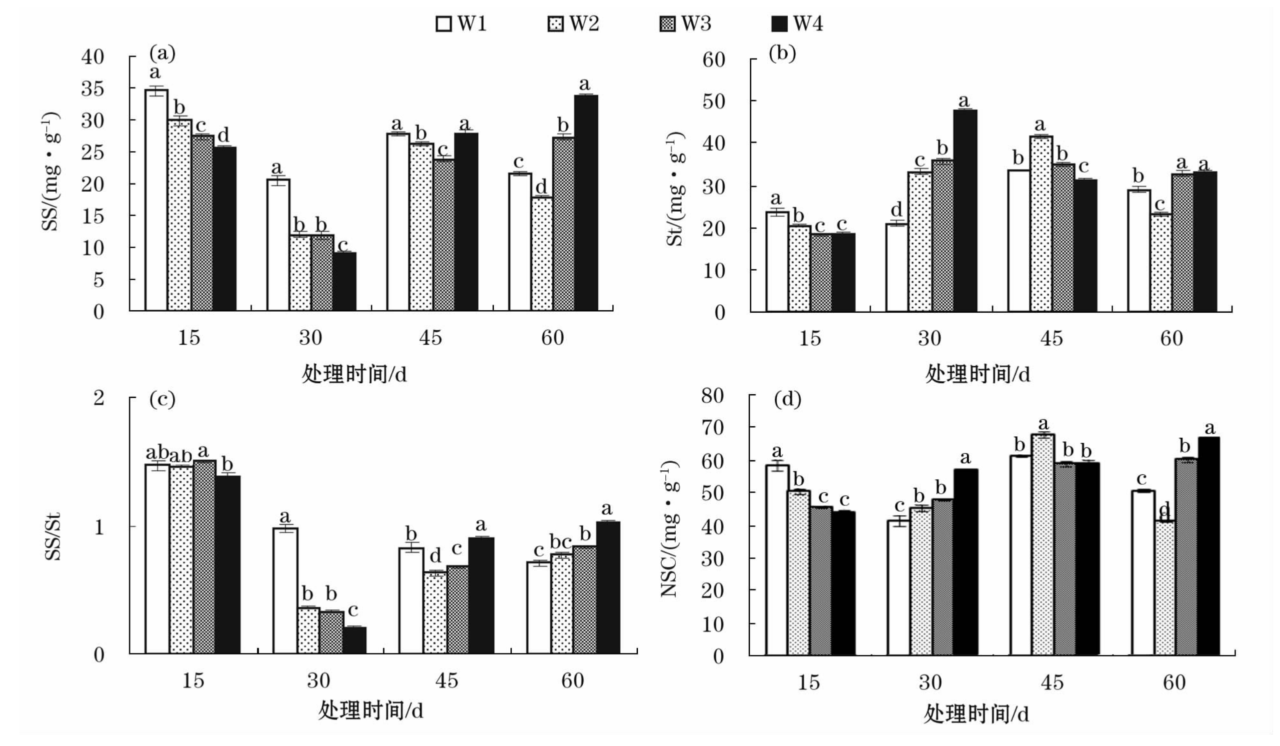
表 1　水分处理水平和处理时间对榆树幼苗非结构性碳水化合物的双因素方差分析

Tab. 1　Two-way ANOVA on the effects of treatment level and time on non-structural carbohydrates of *Ulmus pumila* seedlings (*F* value)

因素	叶片				茎			
	SS	St	NSC	SS/St	SS	St	NSC	SS/St
L	69.88*	76.27*	30.01*	63.93*	1 177.34*	418.44*	165.96*	198.36*
T	872.31*	637.72*	215.78*	1 628.68*	301.89*	1 498.12*	402.76*	1 393.06*
L×*T*	110.95*	161.53*	95.29*	103.62*	211.81*	261.88*	324.17*	149.15*

因素	粗根				细根			
	SS	St	NSC	SS/St	SS	St	NSC	SS/St
L	119.36*	404.07*	243.30*	108.67*	44.89*	23.32*	51.85*	36.97*
T	302.63*	1 168.50*	284.90*	582.42*	1 301.14*	1 502.70*	77.71*	1 014.94*
L×*T*	120.82*	394.43*	278.10*	106.01*	361.80*	73.15*	228.29*	63.37*

注:*L* 表示处理水平;*T* 表示处理时间;SS 表示可溶性糖;St 表示淀粉;NSC 表示非结构性碳水化合物,* 表示在 $P<0.01$ 水平上差异性显著。



注:W1 表示适宜水分;W2 表示轻度胁迫;W3 表示中度胁迫;W4 表示重度胁迫。SS 表示可溶性糖;St 表示淀粉;NSC 表示非结构性碳水化合物。不同小写字母表示同一处理时间不同处理水平间差异显著($P<0.05$)。下同。

图 1　不同水分处理对榆树幼苗叶片非结构性碳水化合物的影响

Fig. 1　Effects of different water treatments on non-structural carbohydrates in leaves of *Ulmus pumila* seedlings

处理 45 d 时,随着干旱程度增加,SS 含量和 SS/St 呈先下降后上升趋势,而 St 和 NSC 含量呈先上升后下降趋势。处理 60 d 时,SS、St 和 NSC 含量表现为 W3 和 W4 > W1 > W2 处理,SS/St 随着干旱程度增加而增加(图 1)。

2.2　榆树幼苗茎非结构性碳水化合物对不同水分处理的响应

水分处理水平和处理时间及其交互作用对榆树幼苗茎 SS、St 和 NSC 含量及 SS/St 具有显著的影响(表 1)。处理 15 d 时,随着干旱程度增加,茎 SS 和 NSC 含量及 SS/St 呈先上升后下降趋势,St 含量表现为 W4 > W2 > W1 > W3 处理。处理 30 d 时,随着干旱程度增加,SS、St 和 NSC 含量呈先下降后上升趋势,SS/St 表现为 W2 和 W4 > W1 > W3 处理。处理 45 d 时,随着干旱程度增加,SS 含量和 SS/St 呈先上升后下降趋势,St 和 NSC 含量表现为 W2 和

W4 > W3 > W1 处理。处理 60 d 时,W1 处理的 SS 和 NSC 含量及 SS/St 显著高于其他处理,St 含量表现为 W1 和 W4 > W3 > W2 处理(图 2)。

2.3 榆树幼苗粗根非结构性碳水化合物对不同水分处理的响应

水分处理水平和处理时间及其交互作用对榆树幼苗粗根 SS、St 和 NSC 含量具有显著影响(表 1)。处理 15 d 时,粗根 SS 含量表现为 W2 > W1 和 W3 > W4 处理,St 和 NSC 含量在 W4 处理显著低于其他处理,SS/St 在 W4 处理显著高于其他处理。处理 30 d 时,SS 含量在 W2 处理显著低于其他处理,St 含量在 W1 处理显著高于其他处理,NSC 含量为 W1 > W4 > W3 > W2 处理,SS/St 在 W4 处理显著高于其他处理。处理 45 d 时,SS 和 NSC 含量及 SS/St 表现为 W1 和 W3 > W2 和 W4 处理,而 St 含量为 W2 和 W4 > W1 和 W3 处理。处理 60 d 时,随着干旱程度增加,SS、St 和 NSC 含量呈先下降后上升趋势,而 SS/St 呈先上升后下降趋势(图 3)。

2.4 榆树幼苗细根非结构性碳水化合物对不同水分处理的响应

水分处理水平和处理时间对榆树幼苗细根 SS、St 和 NSC 含量及 SS/St 均具有显著的交互作用(表 1)。处理 15 d 时,随着干旱程度增加,细根 SS 含量和 SS/St 呈逐渐下降趋势;St 和 NSC 含量呈先上升后降低趋势。处理 30 d 时,SS 和 NSC 含量及 SS/St 表现为 W2 和 W4 > W1 和 W3 处理,St 含量为 W1 和 W2 > W4 > W3 处理。处理 45 d 时,SS 含量和 SS/St 在 W1 处理显著高于其他处理,St 和 NSC 含量在 W2 处理显著低于其他处理。处理 60 d 时,随着干旱程度增加,SS 和 NSC 含量及 SS/St 呈上升趋势,St 含量表现为先减少后增加(图 4)。

2.5 榆树幼苗不同器官非结构性碳水化合物的相关性

由表 2 可以看出,榆树幼苗叶片、粗根和细根之间的 SS 含量均呈极显著正相关,叶片 SS 与 St 含量呈极显著负相关,茎 SS 与粗根和细根 SS、St、NSC 含量均无显著相关性。叶片 St 与粗根 NSC 和细根 SS 含量呈极显著负相关;茎 St 与粗根和细根 SS 含量呈极显著负相关;粗根 St 与细根 SS 含量呈极显著正相关,而与茎 St、NSC 含量呈极显著负相关;细根 St 与粗根和细根 SS 含量呈极显著负相关。叶片 NSC 与 SS、St 含量呈极显著正相关;茎 NSC 与 SS 含量呈极显著负相关,而与 St 含量呈极显著正相关;粗根 NSC 与叶片、粗根和细根 SS 含量呈极显著正相关,而与叶片和茎 NSC 含量无显著相关性;细根 NSC 与 SS、St含量呈极显著正相关,而与叶片 NSC

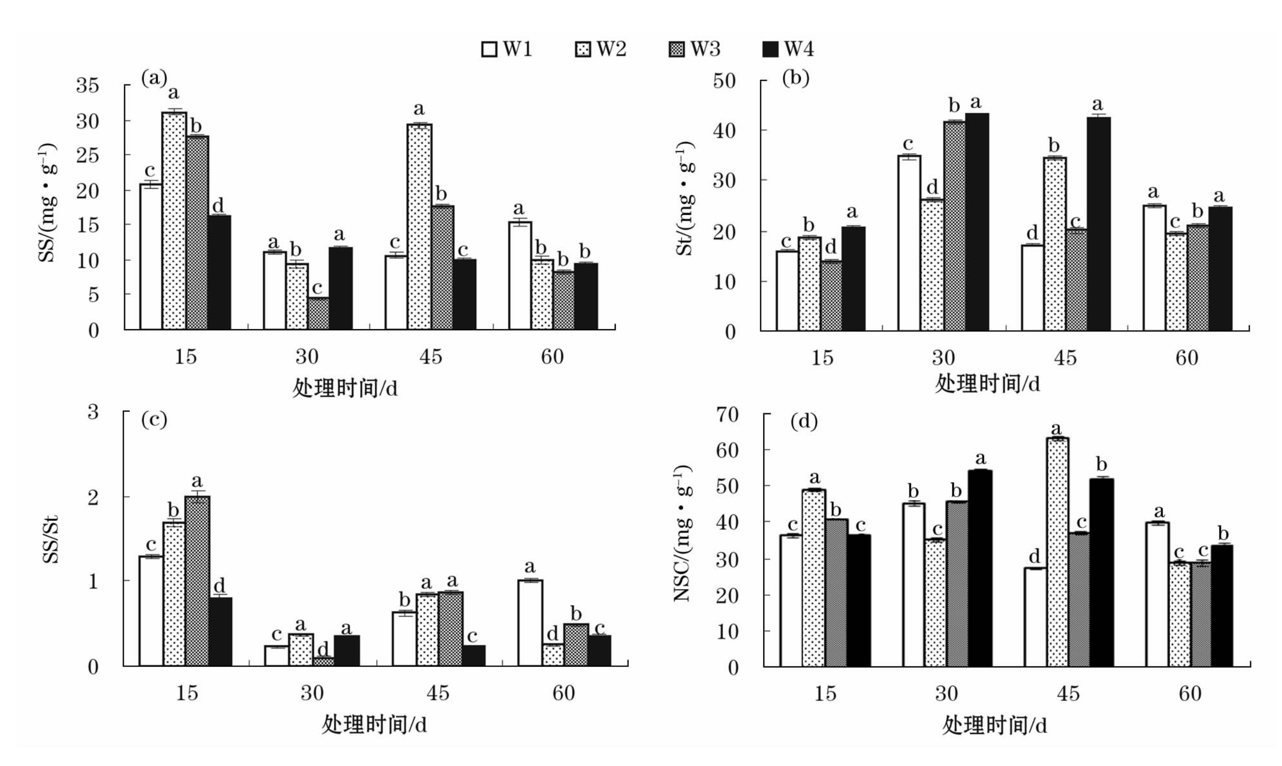


图 2 不同水分处理对榆树幼苗茎非结构性碳水化合物的影响

Fig. 2 Effects of different water treatments on non-structural carbohydrates in stems of *Ulmus pumila* seedlings

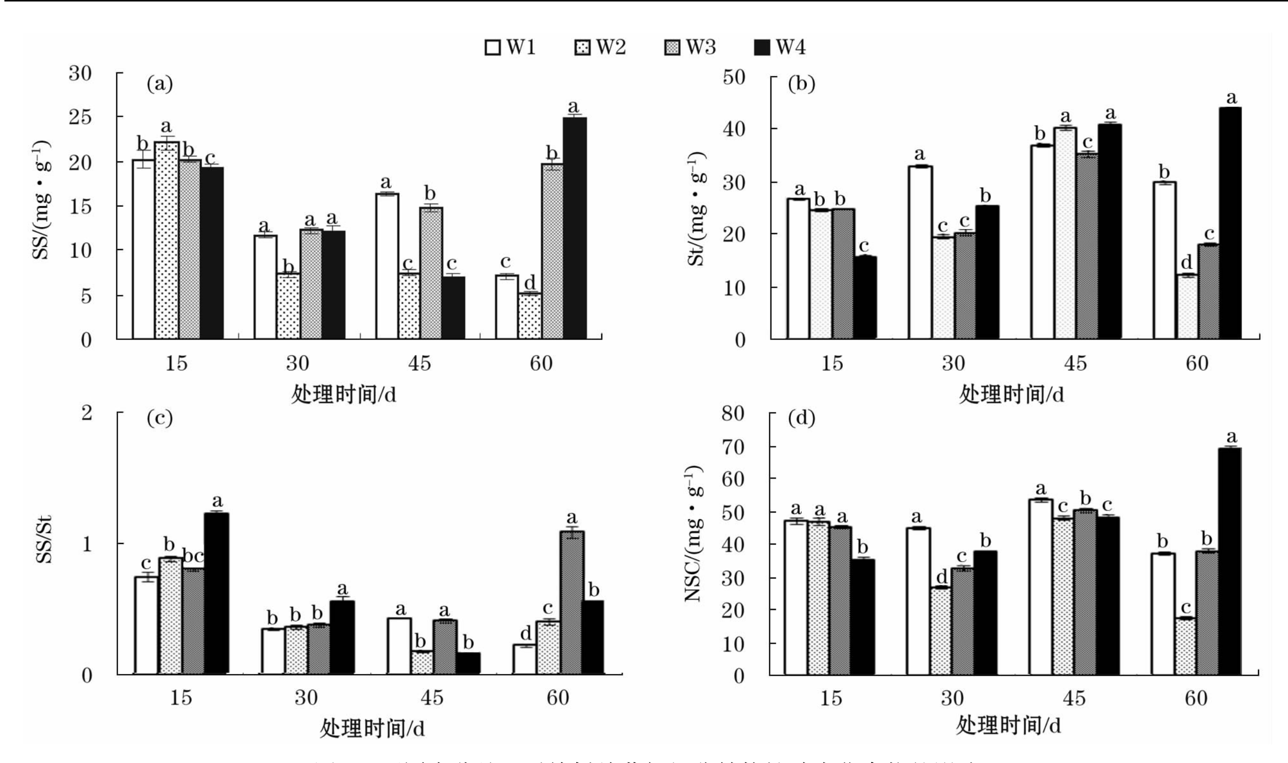


图 3　不同水分处理对榆树幼苗粗根非结构性碳水化合物的影响

Fig. 3　Effects of different water treatments on non-structural carbohydrates in coarse roots of *Ulmus pumila* seedlings

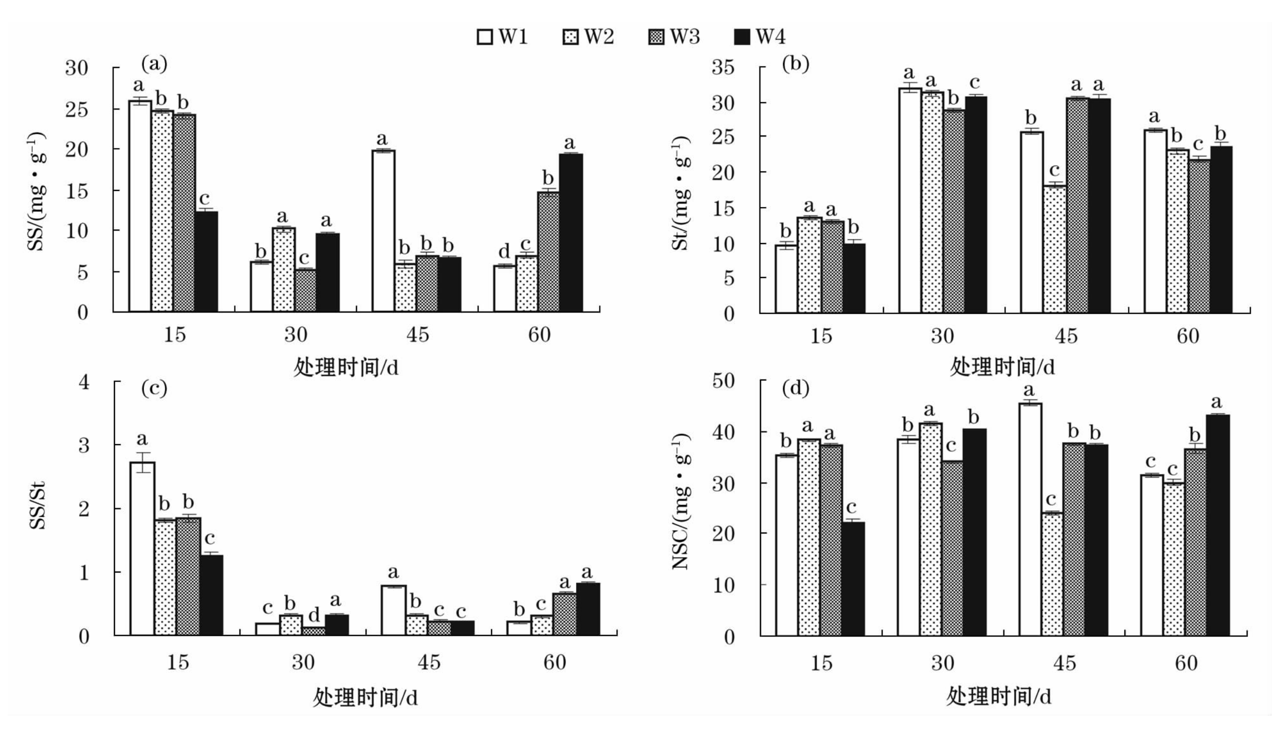


图 4　不同水分处理对榆树幼苗细根非结构性碳水化合物的影响

Fig. 4　Effects of different water treatments on non-structural carbohydrates in fine roots of *Ulmus pumila* seedlings

含量无显著相关性。

3　讨 论

干旱会打破植物体内的碳平衡,从而引起植物生长代谢的改变[21]。干旱胁迫下,植物各器官 NSC 及组分的变化特征反映了植物的适应策略。本研究发现,在不同处理时间,榆树幼苗不同器官 NSC 及组分对不同水分处理做出了不同的响应。处理 15 d 时,叶片和细根可溶性糖含量随着干旱程度增加呈

表 2　榆树幼苗不同器官 SS、St、NSC 含量的相关系数

Tab. 2　Correlation coefficients among soluble sugar, starch and non-structural carbohydrate in different organs of *Ulmus pumila* seedlings

项目		叶片			茎			粗根			细根	
		SS	St	NSC	SS	St	NSC	SS	St	NSC	SS	St
叶片	St	-0.405**										
	NSC	0.471**	0.616**									
茎	SS	0.441**	-0.290*	0.099								
	St	-0.128	0.101	-0.013	0.022							
	NSC	-0.227	-0.055	-0.248*	-0.246**	0.676**						
粗根	SS	0.600**	-0.269*	0.257*	0.058	-0.512**	-0.296*					
	St	0.432**	0.328**	0.689**	0.128	-0.384**	-0.388**	0.699**				
	NSC	0.635**	-0.361**	0.199	0.09	-0.083	0.112	0.580**	0.312*			
细根	SS	0.427**	-0.337**	0.042	-0.058	-0.657**	-0.295*	0.795**	0.389**	0.421**		
	St	-0.107	0.071	-0.023	0.209	0.603**	0.064	-0.548**	-0.284*	-0.086	-0.666**	
	NSC	0.376**	-0.314*	0.021	0.192	-0.033	-0.272*	0.264*	0.111	0.396**	0.363**	0.454**

注：* 相关性在 0.05 水平上显著(双尾)；* * 相关性在 0.01 水平上显著(双尾)。

下降趋势(图 1 和图 4)，且叶片和细根可溶糖含量呈极显著正相关(表 2)，这可能是由于干旱处理引起叶片气孔关闭，光合产物减少[22]，导致叶片碳缺乏，可溶性糖含量降低[23]；同时，干旱处理促进细根生长以增加水分吸收[24]，导致细根中可溶性糖消耗增加，其含量下降。茎和粗根可溶性糖含量及茎可溶性糖/淀粉在重度干旱处理显著低于其他处理(图 2 和图 3)，且粗根可溶性糖与细根淀粉含量呈极显著负相关(表 2)。这可能是由于重度干旱处理下，植物为了充分利用有限的水资源，将更多营养资源分配给根系[25]，这与李永洁等[26]对黑果枸杞幼苗的研究结果一致，因此，可溶性糖从茎和粗根向细根转移，以满足细根吸收水分的需求[27]；而重度干旱处理可能影响茎中淀粉的分解过程，可溶性糖含量降低速率高于淀粉，导致其可溶性糖/淀粉降低。

处理 30 d 时，随着干旱程度增加，叶片淀粉和 NSC 含量呈上升趋势(图 1)，这可能由于干旱处理导致叶片渗透势下降，光合产物向下运输受阻[28]，干旱处理对幼苗造成的伤害使相关生理反应不能正常进行，从而使积累的可溶性糖转化为淀粉储存起来，导致其淀粉和 NSC 含量增多，这与董彦红等[29]的研究结果一致。茎和粗根淀粉及 NSC 含量在轻度干旱处理显著低于适宜水分处理(图 2 和图 3)，且茎淀粉和细根可溶性糖呈极显著负相关(表 2)。茎是光合产物从源(叶片)到汇(根)运输的通道，也是根系吸水运输到地上部分的枢纽[30]，其淀粉和 NSC 含量下降的原因可能是修复由干旱造成的栓塞或气穴[31]，恢复其运输功能。有研究表明干旱处理期间茎糖运输失败也可能加剧植物的碳饥饿[32]；粗根的结构性状和茎相似，也具有运输功能，其淀粉含量下降可能是由于淀粉转化为可溶性糖运输到细根，来弥补干旱处理造成的光合产物量的不足。

处理 45 d 时，重度干旱处理叶片可溶性糖/淀粉和茎淀粉含量显著高于其他处理，而叶片淀粉含量显著低于其他处理(图 1 和图 2)，且叶片淀粉与可溶性糖含量呈极显著负相关(表 2)，这可能是由于重度干旱处理下幼苗生存比生长更重要，叶片淀粉水解为可溶性糖，用于维持细胞的水势和水分平衡来调节渗透势，维持细胞活力[8,26]。而茎对可溶性糖的利用减缓，积累的可溶性糖转化为淀粉贮存起来。随着干旱程度的增加，细根可溶性糖/淀粉含量呈下降趋势，且可溶性糖含量在干旱处理显著低于适宜水分处理(图 4)。这表明干旱处理可能会导致细根的生物量降低，可溶性糖含量消耗减少，积累的可溶性糖转化为淀粉储存起来，应对更严重的干旱处理。

处理 60 d 时，随着干旱程度增加，叶片和细根可溶性糖/淀粉逐渐增加(图 1 和图 4)，且细根可溶性糖与淀粉含量呈极显著负相关(表 2)，可能由于长期干旱处理使叶片生长和生理代谢功能受限[33]，导致叶片的碳消耗降低，可溶性糖积累含量增加。同时干旱处理下幼苗碳同化总量下降，NSC 向根系分配量降低，不足以满足呼吸消耗，导致细根中淀粉转化为可溶性糖，用于提高细根的保水能力[34]。茎

可溶性糖和 NSC 含量在干旱处理显著低于适宜水分处理(图 2)。而粗根可溶性糖、淀粉和 NSC 含量在重度干旱处理显著高于其他处理(图 3),且粗根淀粉与茎淀粉、NSC 含量呈极显著负相关(表 2)。这表明重度胁迫 60 d 时,幼苗可能处于死亡边缘,有研究表明严重干旱处理会使植物的碳分配从生长转化为储存[32]。因此,粗根作为具有碳存储和再生功能的器官,茎可溶性糖向粗根转移;当环境适宜时,粗根可以利用储存的能量物质重新萌生[35]。

4 结 论

综上所述,榆树幼苗各器官 NSC 及组分随处理时间延长做出不同的响应。叶片可溶性糖含量先减少后增加,淀粉含量先增加后减少;茎淀粉和 NSC 含量先上升后下降;粗根可溶性糖含量先降低后增加、淀粉含量逐渐增加;细根可溶性糖含量及可溶性糖/淀粉先减少后增加,淀粉含量先增加后减少。处理 15 d 时,叶片合成可溶性糖含量下降,分配到各器官的 NSC 均下降。处理 45 d 时,幼苗将淀粉水解为可溶性糖,以增加渗透调节物质浓度,维持正常生理代谢活动。处理 60 d 时,幼苗将茎 NSC 向粗根转移,以储存能量,待环境适宜时重新萌生。

参考文献(References):

〔1〕 IPCC. Climate Change 2014: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group Ⅲ to the Fifth Assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change〔M〕. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.

〔2〕 Anderegg W R, Anderegg L D. Hydraulic and carbohydrate changes in experimental drought induced mortality of saplings in two conifer species〔J〕. Tree Physiology, 2013, 33(3): 252 – 260.

〔3〕 Richardson A D, Carbone M S, Keenan T F, et al. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees〔J〕. New Phytologist, 2013, 197(3): 850 – 861.

〔4〕 Salleo S, Trifilo P, Esposito S, et al. Starch-to-sugar conversion in wood parenchyma of field-growing *Laurus nobilis* plants: A component of the signal pathway for embolism repair〔J〕. Functional Plant Biology, 2009, 36(9): 815 – 825.

〔5〕 Dietze M C, Sala A, Carbone M S, et al. Nonstructural carbon in woody plants〔J〕. Annual Review of Plant Biology, 2014, 65(1): 667 – 687.

〔6〕 Xie H T, Yu M K, Cheng X R. Leaf non-structural carbohydrate allocation and C: N: P stoichiometry in response to light acclimation in seedlings of two subtropical shade-tolerant tree species〔J〕. Plant Physiology & Biochemistry, 2018, 124: 146 – 154.

〔7〕 周朝彬,王梦瑶,龚伟. 梭梭射线组织特征与非结构性碳水化合物含量的关系〔J〕. 干旱区研究, 2018, 35(5): 1 105 – 1 110. 〔Zhou Chaobin, Wang Mengyao, Gong Wei. Relationship between ray tissue features and non-structural carbohydrates in Xylem of *Haloxylon ammodendron*〔J〕. Arid Zone Research, 2018, 35(5): 1 105 – 1 110.〕

〔8〕 杜尧,韩轶,王传宽. 干旱对兴安落叶松枝叶非结构性碳水化合物的影响〔J〕. 生态学报, 2014, 34(21): 6 090 – 6 100. 〔Du Yao, Han Yi, Wang Chuankuan. The influence of drought on non-structural carbohydrates in the needles and twigs of *Larix gmelinii*〔J〕. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(21): 6 090 – 6 100.〕

〔9〕 张婷,曹扬,陈云明,等. 生长季末期干旱胁迫对刺槐幼苗非结构性碳水化合物的影响〔J〕. 水土保持学报, 2016, 30(5): 297 – 304. 〔Zhang Ting, Cao Yang, Chen Yunming, et al. Effects of drought stress on nonstructural carbohydrates of *Robinia pseudoacacia* saplings at the end of the growing season〔J〕. Journal of Soil and Water Conservation, 2016, 30(5): 297 – 304.〕

〔10〕 Kannenberg S A, Novick K A, Phillips R P. Coarse roots prevent declines in whole-tree non-structural carbohydrate pools during drought in an isohydric and an anisohydric species〔J〕. Tree Physiology, 2017, 38(4): 1 – 9.

〔11〕 史宇飞,金永焕,金兰淑,等. 科尔沁沙地榆树疏林的土壤空间变异特征〔J〕. 干旱区研究, 2015, 32(5): 897 – 902. 〔Shi Yufei, Jin Yonghuan, Jin Lanshu, et al. Study on the soil spatial variability of *Ulmus pumila* open forest in Horqin Sandy Land〔J〕. Arid Zone Research, 2015, 32(5): 897 – 902.〕

〔12〕 张继义,付丹,魏珍珍,等. 科尔沁沙地几种乔灌木树种耐受极端土壤水分条件与生存能力野外实地测定〔J〕. 生态学报, 2016, 26(2): 467 – 474. 〔Zhang Jiyi, Fu Dong, Wei Zhenzhen, et al. Determination of the ability of several tree and shrub species to endure and survive extreme aridity with methods of limited areas under field condition in Horqin Sandy Land〔J〕. Acta Ecologica Sinica, 2016, 26(2): 467 – 474.〕

〔13〕 夏尚光,张金池,梁淑英. 水分胁迫下 3 种榆树幼苗生理变化与抗旱性的关系〔J〕. 南京林业大学学报(自然科学版), 2008, 32(3): 131 – 134. 〔Xia Shangguang, Zhang Jinchi, Liang Shuying. Relationship between drought resistance and physiological change of three elm trees seedling under water stress〔J〕. Journal Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2008, 32(3): 131 – 134.〕

〔14〕 王凯,雷虹,刘建华. 春季辽宁西北部主要绿化树种根叶抗旱生理性状评价〔J〕. 应用生态学报, 2016, 27(6): 1 853 – 1 860. 〔Wang Kai, Lei Hong, Liu Jianhua. Evaluation of drought-resistant physiological characteristics of roots and leaves for main greening tree species in Northwest Liaoning Province, China in spring〔J〕. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(6): 1 853 – 1 860.〕

〔15〕 辛福梅,杨小林,赵垦田,等. 干旱胁迫对拉萨半干旱河谷主要乔木树种幼树耗水及光合特性的影响〔J〕. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2016, 42(2): 199 – 208. 〔Xin Fumei, Yang

Xiaolin, Zhao Kentian, et al. Effect of drought stress on characteristics of water consumption and photosynthesis for main arbor species in semi-arid valley of Lhasa[J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Sciences), 2016, 42(2): 199 – 208.]

[16] 王凯,宋立宁,吕林有,等.科尔沁沙地主要造林树种细根生物量垂直分布特征[J].植物研究,2014,34(6):824 – 828. [Wang Kai, Song Lining, Lv Linyou, et al. Fine root biomass vertical distribution character of main afforestation tree species in Horqin Sandy Land[J]. Bulletin of Botanical Research, 2014, 34(6): 824 – 828.]

[17] 王凯,雷虹,夏扬,等.杨树幼苗非结构性碳水化合物对增加降水和氮添加的响应[J].应用生态学报,2017,28(2):399 – 407. [Wang Kai, Lei Hong, Xia Yang, et al. Responses of non-structural carbohydrates of poplar seedlings to increased precipitation and nitrogen addition[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(2): 399 – 407.]

[18] 朱教君,康宏樟,李智辉,等.水分胁迫对不同年龄沙地樟子松幼苗存活与光合特性影响[J].生态学报,2005,25(10):2 527 – 2 533. [Zhu Jiaojun, Kang Hongzhang, Li Zhihui, et al. Impact of water stress on survival and photosynthesis of Mongolian pine seedlings on sandy land[J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(10): 2 527 – 2 533.]

[19] Hoch G, Popp M, Korner C. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline[J]. Oikos, 2002, 98(3): 361 – 374.

[20] Buysse J, Merckx R. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue[J]. Journal of Experimental Botany, 1993, 44(267): 1 627 – 1 629.

[21] 郭瑞盼,辛泽毓,王志强,等.干旱胁迫对小麦非结构性碳水化合物代谢的影响及其与抗旱性的关系[J].华北农学报,2015,30(2):202 – 211. [Guo Ruipan, Xin Zeyu, Wang Zhiqiang, et al. Effect of drought stress on non-structure carbohydrate metabolism of wheat and its relationship with drought resistance[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2015, 30(2): 202 – 211.]

[22] 夏振华,陈亚宁,朱成刚,等.干旱胁迫环境下的胡杨叶片气孔变化[J].干旱区研究,2018,35(5):1 111 – 1 117. [Xia Zhenhua, Chen Yaning, Zhu Chenggang, et al. Stomatal change in leaves of *Population euphratica* under drought stress[J]. Arid zone research, 2018, 35(5): 1 111 – 1 117.]

[23] Mcdowell N, Pockman W T, Allen C D, et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? [J]. New Phytologist, 2008, 178(4): 719 – 739.

[24] 刘淑明,孙佳乾,邓振义,等.干旱胁迫对花椒不同品种根系生长及水分利用的影响[J].林业科学,2013,49(12):30 – 35. [Liu Shuming, Sun Jiaqian, Deng Zhenyi, et al. Effects of drought stress on the root morphology and water use efficiency of *Zanthoxylum bungeanum*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2013, 49(12): 30 – 35.]

[25] 张仁和,薛吉全,浦军,等.干旱胁迫对玉米苗期植株生长和光合特性的影响[J].作物学报,2011,37(3):521 – 528. [Zhang Renhe, Xue Jiquan, Pu Jun, et al. Influence of drought stress on plant growth and photosynthetic traits in maize seedlings[J]. Acta Agronomica Sinica, 2011, 37(3): 521 – 528.]

[26] 李永洁,李进,徐萍,等.黑果枸杞幼苗对干旱胁迫的生理响应[J].干旱区研究,2014,31(4):756 – 762. [Li Yongjie, Li Jin, Xu Ping, et al. Physiological responses of *Lycium ruthenicum* Murr. seedlings to drought stress[J]. Arid Zone Research, 2014, 31(4): 756 – 762.]

[27] Yoshimura K, Masuda A, Kuwano M, et al. Programmed proteome response for drought avoidance/tolerance in the root of a C_3 xerophyte (wild watermelon) under water deficits[J]. Plant Cell Physiology, 2008, 49(2): 226 – 241.

[28] Sevanto S. Phloem transport and drought[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(7): 1 751 – 1 759.

[29] 董彦红,刘彬彬,张旭,等.黄瓜幼苗非结构性碳水化合物代谢对干旱胁迫与 CO_2 倍增的响应[J].应用生态学报,2015,26(1):53 – 60. [Dong Yanhong, Liu Binbin, Zhang Xu, et al. Responses of non-structural carbohydrate metabolism of cucumber seedlings to drought stress and doubled CO_2 concentration[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(1): 53 – 60.]

[30] 赵超,王海燕,刘美珍,等.干旱胁迫下木薯茎杆可溶性糖、淀粉及相关酶的代谢规律[J].植物生理学报,2017,53(5):795 – 806. [Zhao Chao, Wang Haiyan, Liu Meizhen, et al. Effect of drought on the contents of soluble sugars, starch and enzyme activities in cassava stem[J]. Plant Physiology Journal, 2017, 53(5): 795 – 806.]

[31] Nardini A, Casolo V, Dal Borgo A, et al. Rooting depth, water relations and non-structural carbohydrate dynamics in three woody angiosperms differentially affected by an extreme summer drought[J]. Plant Cell & Environment, 2015, 39(3): 618 – 627.

[32] Mcdowell N G, Sevanto S. The mechanisms of carbon starvation: How, when, or does it even occur at all? [J]. New Phytologist, 2010, 186(2): 264 – 266.

[33] Wiley E, Helliker B. A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth[J]. New Phytologist, 2012, 195(2): 285 – 289.

[34] Piper F I, Fajardo A, Hoch G. Single-provenance mature conifers show higher non-structural carbohydrate storage and reduced growth in a drier location[J]. Tree Physiology, 2017, 37(8): 1 – 10.

[35] Sala A, Woodruff D R, Meinzer F C. Carbon dynamics in trees: Feast or famine? [J]. Tree Physiology, 2012, 32(6): 764 – 775.

Effects of Different Water Treatments on Non-Structural Carbohydrates in Different Organs of *Ulmus pumila* Seedlings in the Horqin Sandy Land

WANG Kai[1], ZHAO Cheng-jiao[1], LIN Ting-ting[1], YU Guo-qing[2], SUN Ju[3]

(1. *College of Environmental Science and Engineering*, *Liaoning Technical University*, *Fuxin* 123000, *Liaoning*, *China*;

2. *Liaoning Institute of Sandyland Improvement and Utilization*, *Fuxin* 123000, *Liaoning*, *China*;

3. *Shenyang Institute of Applied Ecology*, *Chinese Academy of Sciences*, *Shenyang* 110016, *Liaoning*, *China*)

Abstract: Two-year-old *Ulmus pumila* seedlings were grown under suitable water, mild, moderate and severe drought treatments. The soluble sugar, starch and non-structural carbohydrate (NSC) contents in different organs of the seedlings were measured after the drought treatment for 15, 30, 45 and 60 days. The results showed that, on the 15th day of treatment, the soluble sugar contents in leaves and fine roots decreased with the increase of drought level, and the starch content in leaves under moderate and severe drought treatments reduced to the minimum value (18.35 ± 0.06) mg · g^{-1}. The soluble sugar contents in stems and coarse roots under severe drought treatment were significantly lower than those under other treatments. On the 30th day of treatment, the starch and NSC contents in leaves increased with the increase of drought degree, and the starch content in leaves under severe drought treatment increased to the maximum value (47.83 ± 0.27) mg · g^{-1}. The starch and NSC contents in stems and coarse roots under mild drought treatment were lower than those under suitable water treatment. On the 45th day of treatment, the ratio of soluble sugar and starch in fine roots decreased with the increase of drought level. The soluble sugar content, ratio of soluble sugar and starch in leaves and the starch in stems under severe drought treatment were significantly higher than those under other treatments. On the 60th day of treatment, the ratio of soluble sugar and starch in leaves and fine roots gradually increased with the increase of drought degree. The soluble sugar, starch and NSC contents in coarse roots under severe drought treatment were significantly higher than those under other treatments, and the content of NSC increased to the maximum value (68.88 ± 1.01) mg · g^{-1}. The above results indicated that soluble sugar, starch and NSC in all organs of *U. pumila* seedlings differently responded with the increase of treatment time. The NSC in each organ decreased and accumulated in coarse roots. This provides an evidence for water management of *U. pumila* protection forest in Horqin sandy land.

Key words: *Ulmus pumila* Linn.; seedling; organ; non-structural carbohydrate; Horqin sandy land